Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1989, Vol. 10, n° 2, p. 155-174.

Structure et dynamique de la hêtraie des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau : un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée

G. Lemée

Laboratoire d'Écologie végétale,
Université de Paris-Sud, 91405, Orsay Cedex

RÉSUMÉ

Les réserves biologiques de Fontainebleau parvenues à l'équilibre avec l'environnement présentent une structure en mosaïque d'éléments à évolution cyclique dont le hêtre est le seul composant. L'implantation de semis, localisée aux clairières et aux futaies de plus de 100 ans, se traduit pour ces dernières par une répartition des diamètres des tiges en deux populations séparées par une lacune. La probabilité de mortalité diminue depuis les semis (environ 10 % par an) jusqu'aux arbres de futaie entre 120 et 180 ans (moins de 1 % par an) pour remonter au stade terminal de sénescence.

La biomasse totale, dont la constance définit l' « état permanent », subit des décrochements brusques lorsque passe une tempête sévère. On a estimé que celle de 1967 détruisit 6,5 % de la biomasse vivante à la Tillaie et 4 % au Gros-Fouteau. La rapidité du retour à l'ordre dépend de la périodicité des fortes faînées et de leur taux de destruction par prédation. La fermeture des trouées par des « opportunistes » allogènes et par le chêne, non résistants à l'ombrage, ne s'est produite qu'une fois depuis un siècle et a été localisée près des lisières.

La présence actuelle de quelques grandes clairières et de vastes peuplements continus de gaulis à la Tillaie, absents du Gros-Fouteau, est l'indice d'une moindre stabilité qui se traduit par la présence d'unités structurales de plus grande surface. La surcharge en gros arbres, à la différence du Gros-Fouteau où les classes de diamètre sont distribuées selon une exponentielle négative, est le témoin du caractère ancien de cette instabilité. Les causes de celle-ci sont discutées.

MOTS-CLÉS : *Réserves biologiques - Hêtraie - Mosaïque structurale - État permanent.*

ABSTRACT

Fontainebleau biological reserves have achieved equilibrium with the environment and display a patchy structure made of periodically recurring elements of with beech is the only component. Seed set, restricted to gaps and to century-old high forests, leads in the last ones to a stem diameter histogram showing a gap between two populations. Death rate decreases from 10 % per year in the seedlings to less than 1 % per year in the 120-180 year old trees to increase in the final stage of senescence.

Total biomass, whose constancy defines steady state, suddenly decreases during severe storms. Thus the 1967 storm destroyed 6.5 % of living biomass in "la Tillaie" and 4 % in "le Gros-Fouteau". Recovery rate depends on the occurrence of high seed production and on seed predation Gap closing by shade-intolerant species such as external opportunists and oak occurred only once in a century and was restricted near borders.

Large openings and vast continuous populations of young stems presently occur in "la Tillaie"

and not in "le Gros-Fouteau", reflecting a lower stability that leads to structural units of large area. The excess of big trees, in contrast to the Gros-Fouteau where stem diameter classes fit a negative exponential curve, testifies the old age of this instability. Its causes are discussed.

KEY-WORDS: *Biological reserves - Beechland - Mosaic structure - Steady state.*

INTRODUCTION

L'abandon et la protection de forêts où les interventions de l'homme ont cessé depuis longtemps, que les auteurs américains désignent souvent sous le nom de « old growth forests », parfois sous celui de « virgin forests », ont pu les amener, en l'absence de fortes perturbations, jusqu'à un état d'équilibre avec leur environnement. Leur intérêt scientifique quant à la nature et aux conditions de cet équilibre a suscité de nombreuses recherches auxquelles se joignent le souci de la protection d'espèces que leurs exigences biologiques étroites y ont confinées ainsi que la recherche d'une sylviculture aussi proche que possible des conditions naturelles.

Le hêtre d'Europe participe à de tels peuplements inexploités dans l'étage montagnard avec le sapin, parfois l'épicéa (FRANQUEL & SOULE, 1981; LEIBUNDGUT, 1982), mais en plaine il n'occupe dans ces conditions que de petites surfaces, pur ou en mélange, en Tchécoslovaquie (VYSKOT, 1978), en Frise orientale (KOOP, 1981) et dans certaines réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. Parmi les cinq espèces de hêtres reconnues en Extrême-Orient, le *Fagus crenata*, proche du *Fagus silvatica*, forme la forêt climacique dans le nord du Japon, où elle a fait l'objet d'études sur la structure et la dynamique par NAKASHIZUKA (1983, 1984 *a* et *b*). Quant au *Fagus grandifolia* d'Amérique du Nord, il est associé dans les massifs protégés à d'autres essences résistantes à l'ombrage, *Acer saccharum* et *Tsuga canadensis*, qui ont fait l'objet de nombreuses observations (WOODS & WHITTAKER, 1981).

La hêtraie des réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau en forêt de Fontainebleau constitue un exemple exceptionnel d'une hêtraie de plaine qui atteint maintenant un stade terminal après abandon de la chênaie médiévale, justifiant à ce titre une étude de sa dynamique et de sa structure.

CARACTÈRES STATIONNELS

Les réserves de la Tillaie et du Gros-Fouteau, d'une surface respective de 36 et 22 ha, à 4,5 km au nord-ouest de Fontainebleau et 40 km au sud-est de Paris, sont situées sur un plateau d'altitude comprise entre 133 et 138 m. Ce plateau est constitué par une table calcaire, sauf sur le bord nord-ouest de la Tillaie où affleure le grès de Fontainebleau. L'ensemble est recouvert d'un manteau de sables siliceux soufflés dont l'épaisseur varie entre 30 cm et plus de 2 m. Les sols forment une séquence qui, selon l'épaisseur croissante de ces sables, va du sol brun jusqu'au podzol meuble en passant par les différents stades de lessivage et de podzolisation. Parallèlement le type morphologique de l'humus montre une succession mull oligotrophe, mull moder, moder, mor. A cette séquence sont liés des groupements végétaux différents (LEMÉE, 1966, 1978).

Le climat local est subocéanique avec une température moyenne de 10,15° C et 700 mm de précipitations annuelles réparties assez également sur toute l'année.

Le hêtre *(Fagus silvatica* L.*)* constitue de loin l'essence dominante. Dans la

strate dominante se trouvent en outre, par ordre de présence décroissante, le chêne sessile *(Quercus petraea* Liebl.*)*, le charme *(Carpinus betulus* L.*)*, le frêne *(Fraxinus excelsior* L.*)* et le tilleul *(Tilia platyphyllos* Scop.*)*.

MÉTHODES

La répartition des unités structurales du peuplement ligneux a été établie par une cartographie à 1/1 000, à l'exception des bordures, pour la Tillaie en 1968 par BÉDÉNEAU (*in* BOUCHON *et al.*, 1973), pour le Gros-Fouteau en 1971 par BIDAUD & BÉDÉNEAU. Elle a permis d'établir la surface respective des éléments structuraux selon deux méthodes : 1° une grille formée par l'intersection de lignes perpendiculaires distantes de 1 cm, soit 10 m sur le terrain; 2° des transects selon un réseau de lignes perpendiculaires distantes de 4 cm, sur lesquelles ont été mesurées les longueurs des segments d'éléments structuraux traversés. On a retenu la moyenne des résultats de ces deux méthodes, qui étaient très semblables. BACHACOU *et al.* (1979) les avaient déjà utilisées pour la mesure de la superficie des gaulis totaux (libres et en sous-étage) à la Tillaie.

Les caractères dendrométriques et démographiques des unités structurales ont été établis sur des surfaces homogènes aux différents stades de leur cycle biologique, surfaces comportant un nombre d'individus représentatif et dont l'évolution a été suivie pendant un temps suffisant pour mettre celle-ci en évidence.

L'augmentation annuelle du diamètre à 1,30 m et de la surface terrière ont été suivies sur des surfaces permanentes de 100 à 725 m² selon l'âge des peuplements pendant 12 à 16 ans ainsi que pendant 16 ans sur des arbres de futaie répartis au hasard.

La production annuelle de feuilles a été mesurée à leur chute sur des surfaces au sol de 10 m² (0,25 m² × 40), celle des branches mortes sur 10 et 20 surfaces de 25 m² respectivement dans les gaulis et dans la futaie.

La relation du diamètre avec l'âge a été recherchée à l'occasion de coupes d'arbres à la lisière de la Tillaie en 1964, puis sur arbres abattus par les tempêtes de 1967 et sur une parcelle adjacente à la Tillaie en 1971.

RÉSULTATS

I. — STRUCTURE SPATIALE DU PEUPLEMENT LIGNEUX

Le couvert ligneux consiste en une mosaïque répétitive de surfaces plus ou moins homogènes, de dimensions et de forme variables, qui sont une image dans l'espace d'un moment de leur évolution à partir des vides laissés par la mort d'arbres dominants. Quatre stades ont été distingués :

1° les *clairières*, où le sol est libre d'espèces ligneuses ou porte des individus jeunes dont les couronnes ne sont pas encore confluentes;

2° les *fourrés* et *gaulis*, peuplements fermés dont les tiges ont un diamètre à 1,30 m inférieur à 12,5 cm;

3° les *perchis* qui comprennent les individus, isolés ou en groupes, dont le diamètre du tronc à 1,30 m est compris entre 12,5 et 32,5 cm;

4° la *futaie* constituée par les individus, isolés ou en groupes, de diamètre supérieur à 32,5 cm.

La figure 1 donne un exemple de cette mosaïque d'unités structurales ainsi définies.

La surface individuelle des clairières est répartie suivant une exponentielle négative depuis quelques mètres carrés jusqu'à environ 300 m² avec quelques trouées plus grandes à la Tillaie où elles atteignent 1 250 m² (FAILLE *et al.*, 1984 *a*).

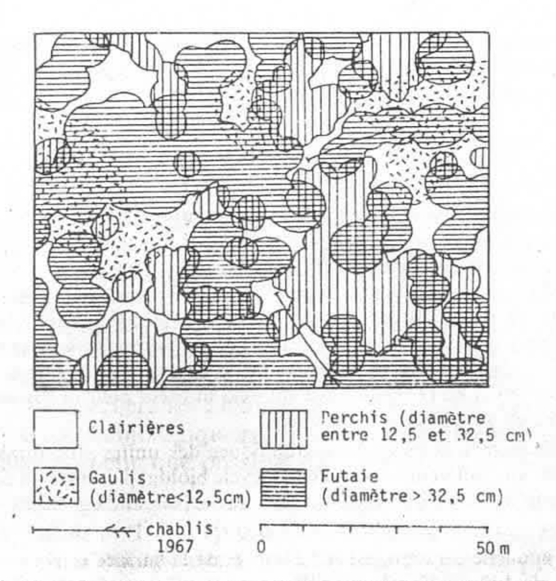


Fig. 1. — Détail de la carte de la structure du peuplement ligneux de la réserve du Gros-Fouteau (J. Bidaud & M. Bédéneau, 1971).

Les gaulis établis en clairières, comme le montre l'échantillon cartographique de la figure 1, débordent sous les couronnes des arbres avoisinants et particulièrement des arbres isolés; ils peuvent aussi s'établir sous la futaie dépérissante, toutes ces situations offrant des conditions d'éclairement suffisant pour le hêtre. La structure spatio-temporelle des gaulis libres, commandée par une intense compétition, a fait l'objet d'une étude particulière (Lemée, 1987 *a*). La cartographie de 1968 met en évidence à la Tillaie une grande surface continue de gaulis dans sa partie centrale ainsi que quelques étendues assez grandes dans la partie sud. Le traitement de l'ensemble de la réserve par une analyse de texture, comprenant toutefois les gaulis sous futaie, a permis à Marbeau (1973) de vérifier l'étendue particulière de ces régénérations dans ces deux parties de la réserve. Au Gros-Fouteau, la carte de 1971 ne fait apparaître nulle part de taches de gaulis aussi vastes.

Le perchis est constitué de peuplements plus ou moins étendus et d'arbres isolés pouvant dominer un gaulis ou être dominés par une futaie.

La futaie se présente également en individus isolés ou à couronnes confluentes. Des surfaces continues, bien que d'âges différents, peuvent atteindre 0,25 ha environ. La répartition des diamètres à 1,30 m de l'ensemble des individus à l'intérieur de sept unités structurales de futaie de 0,25 ha (ex. fig. 2) a montré l'existence constante de deux populations : une strate supérieure constituée par les survivants des époques de fermeture des clairières d'origine, avec un maximum plus ou moins accentué, et une strate inférieure claire dont la répartition des diamètres approche d'une exponentielle négative. Le creux entre ces deux populations exprime l'absence de régénération sous l'ombrage du hêtre antérieurement au stade de futaie. De telles oscillations ont été mises en évidence dans des forêts de *Tsuga canadensis* et d'*Abies balsamea* au Wisconsin par Hett & Loucks (1976) avec une amplitude de plus de 100 ans, qu'ils attribuent également aux modifications de l'environnement par des

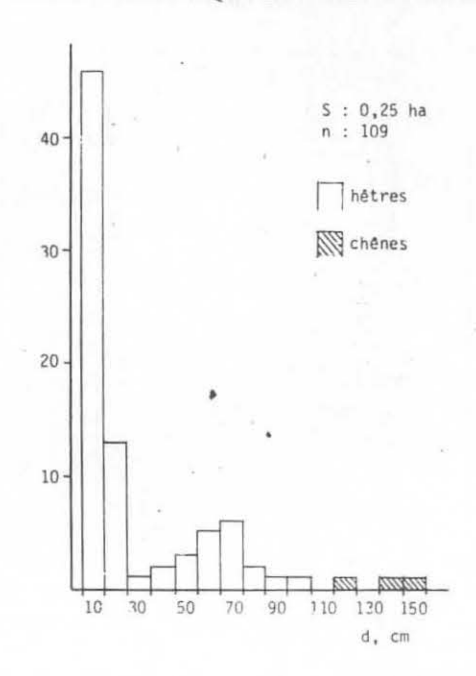


FIG. 2. — Répartition des arbres vivants en classes de diamètre de 10 cm à 1,30 m sur une placette de 0,25 ha de futaie fermée à la Tillaie.

populations ne permettant l'apparition de nouvelles tiges que lorsqu'elles ont atteint un âge assez avancé.

La répartition des tiges en classes de diamètre sur la surface totale d'une parcelle est une caractéristique importante de sa structure globale. L'ensemble des troncs d'un diamètre supérieur à 27,5 cm a été mesuré sur la surface cartographiée en 1968 et 1973. La répartition des hêtres au Gros-Fouteau (fig. 3) est assimilable entre 37,5 et 87,5 cm à une exponentielle négative conformément à la loi de Liocourt (MEYER, 1949; PARDÉ, 1961) établie sur des futaies jardinées. La courbe calculée est la suivante :

$$y = 2\,477\ e^{-0,061x} \qquad (r^2 = 0,97)$$

où x représente les classes de diamètre à 1,30 m et y le nombre de tiges. Ainsi l'effectif décroît selon un rapport constant sous l'effet d'un taux de mortalité identique dans chaque classe de diamètre. La répartition des diamètres inférieurs à 37,5 cm se maintient par contre à des valeurs assez égales (GIRARD, doc. inédit), indicatrices d'une sous-représentation en jeunes tiges.

A la Tillaie (fig. 4), la répartition est très différente : celle des jeunes tiges est conforme à une exponentielle négative jusqu'au diamètre de 47,5 cm au-dessus duquel apparaît une remontée des effectifs avec un maximum à 65-70 cm. Ces anomalies, différentes dans les deux réserves, posent le problème de leurs causes qui sera discuté plus loin.

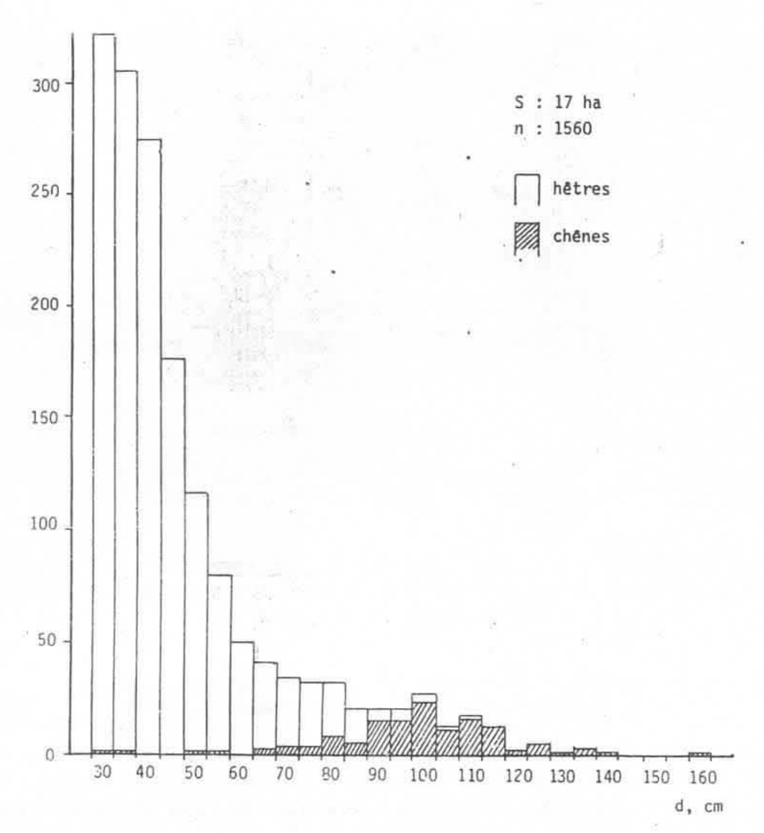


FIG. 3. — Répartition des arbres vivants en classes de diamètre de 5 cm supérieur à 27,5 cm sur 17 ha au Gros-Fouteau (BIDAUD & BÉDÉNEAU, 1971).

Au-dessus de 87,5 cm, les effectifs du hêtre s'effondrent rapidement à la Tillaie comme au Gros-Fouteau. C'est pour cette même valeur que le chêne, relique de l'ancienne chênaie, atteint sa plus grande abondance (LEMÉE, 1987 *b*).

II. — DYNAMIQUE DU PEUPLEMENT LIGNEUX

Chaque élément structural de la mosaïque que constitue une forêt inexploitée est un stade dans une évolution continue qui prend son point de départ avec les ouvertures provoquées par la mort des arbres de la futaie.

1) *Ouverture des clairières*

La causalité des ouvertures a fait l'objet d'une étude approfondie (FAILLE *et al.*, 1984 *a*). Ces causes sont :

1° la mort sur pied, terme de la perte de vigueur d'arbres dominants;

2° la mort brutale par coups de vent provoquant le déracinement (chablis) ou la cassure (volis) d'arbres dominants;

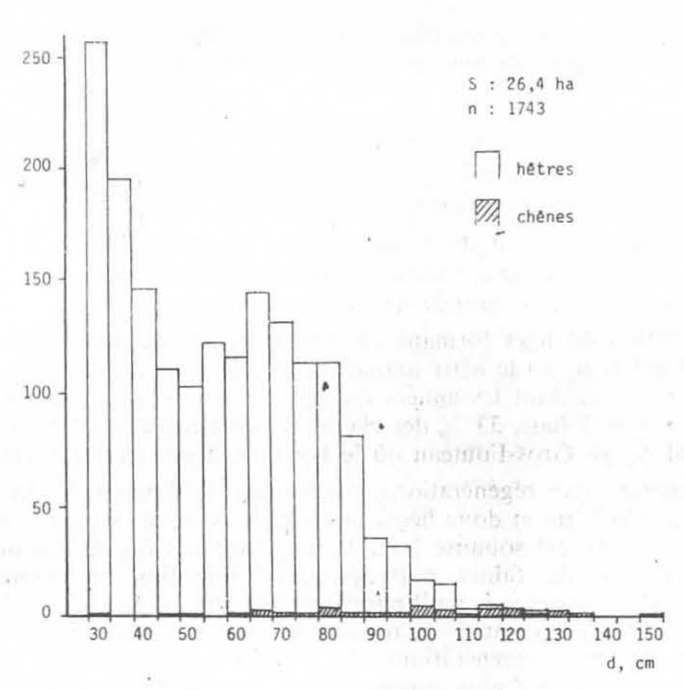


FIG. 4. — Répartition des arbres vivants en classes de diamètre de 5 cm supérieur à 27,5 cm sur 26,5 ha à la Tillaie (1968).

3° écrasement de jeunes peuplements en découvert provoqué par la chute d'arbres vivants ou morts.

La mort sur pied est un processus endogène continu alors que les coups de vent, phénomène exogène, sont irréguliers en fréquence, durée et magnitude. Le tableau I permet de comparer les ouvertures ou agrandissements de clairières par mort d'arbres sur pied et par coups de vent sous l'effet d'une tempête destructrice en 1967 et dans les 13 ou 14 années calmes qui ont suivi. Des différences sensibles apparaissent entre les deux réserves : si la Tillaie a eu par unité de surface moins d'arbres abattus ayant

TABLEAU I. — *Nombre d'arbres ayant formé ou agrandi des ouvertures selon la cause de leur mort.*

	Déracinement et cassure		Mort sur pied	
	Nombre	Moy./ha/an	Nombre	Moy./ha/an
Tillaie				
Tempête 1967	53	1,64	1	—
1968 à 1980-1981	112	0,26	21	0,05
Gros-Fouteau				
Tempête 1967	46	2,04	—	—
1968 à 1980-1981	23	0,077	7	0,023

provoqué des vides en 1967 par suite de la plus grande fréquence d'un sous-étage, elle en a montré de 3 à 4 fois plus que le Gros-Fouteau dans les 12 à 13 années suivantes.

2) *Phase d'attente et de colonisation des clairières*

La fermeture des vides est un processus de durée très variable dans lequel trois stratégies interviennent (FAILLE *et al.*, 1984 *b*) :

1° l'accroissement latéral des rameaux des arbres et arbustes périphériques, compris entre 15 et 30 cm par an; cette stratégie d'obturation centripète a une importance relative d'autant plus grande que l'ouverture est petite;

2° la libération de tiges formant un sous-étage et appartenant à des espèces résistantes à l'ombrage, ici le hêtre auquel se joint le houx au Gros-Fouteau. Cette libération est marquée dans les années qui suivent par un élargissement important des couronnes. A la Tillaie, 33 % des clairières bénéficiaient en 1980-1981 de cette stratégie, et 61 % au Gros-Fouteau où le houx avait une part prépondérante;

3° la fermeture par régénérations postérieures à l'ouverture est assurée en quasi-totalité par le hêtre et donc liée à la biologie de cette essence et aux facteurs adverses auxquels elle est soumise : faible fréquence des faînées abondantes, prédation et parasitisme des faînes, puis des semis, inhibition des germinations par l'établissement d'héliophytes à multiplication végétative dense. Aussi la fermeture des clairières est-elle atteinte après un temps plus ou moins long selon la densité et la cadence de succession des régénérations. Elle est le plus rapide dans les petites ouvertures et sur la bordure des plus grandes, où la densité d'apport de faînes au sol est plus élevée.

Le tableau II donne un bilan des surfaces ouvertes et des surfaces refermées en 12-13 ans à la Tillaie, 9-10 ans au Gros-Fouteau, période où, après les tempêtes de 1967, les coups de vent ont eu des effets négligeables. Il en est résulté que les fermetures ont été fortement prédominantes sur les ouvertures : le rapport surfaces fermées/surfaces ouvertes a été de 4,8 à la Tillaie et de 5,5 au Gros-Fouteau. Les changements ont été cependant plus importants à la Tillaie, même compte tenu de l'intervalle de temps plus grand dans cette réserve, ce qui indique une moins grande stabilité qu'au Gros-Fouteau.

TABLEAU II. — *Bilan de l'évolution de la surface en clairières entre deux inventaires.*

	Tillaie 1968 à 1980-1981 en %	Gros-Fouteau 1971 à 1980-1981 en %
Surfaces refermées	11,06	3,85
Surfaces ouvertes	2,31	0,7
Diminution des surfaces en clairières	8,75	3,15
Id., moyenne par an	0,7	0,33

3) *Phase de compétition des jeunes populations* (gaulis et perchis)

Lorsque la surface est entièrement couverte par les couronnes des jeunes tiges commence une *phase de compétition* intense pour l'espace et pour les ressources énergétiques, hydriques et nutritives. Il en résulte des modifications importantes

de la morphologie et de la croissance des individus (LEMÉE, 1987 *a*). Le caractère morphologique le plus apparent est l'élagage progressif qui accompagne la montée des couronnes.

Quatre à cinq régénérations successives participent à la fermeture. Les individus les plus âgés dominent les plus jeunes qui, recevant un rayonnement réduit, dépérissent et meurent. L'accroissement inégal des tiges dominantes favorise les plus hautes qui élimineront les autres. De cette compétition résulte un taux élevé de mortalité. Des observations poursuivies pendant 12 ans sur un gaulis de hêtres mêlé de quelques charmes illustrent cette évolution (fig. 5) avec une mortalité moyenne

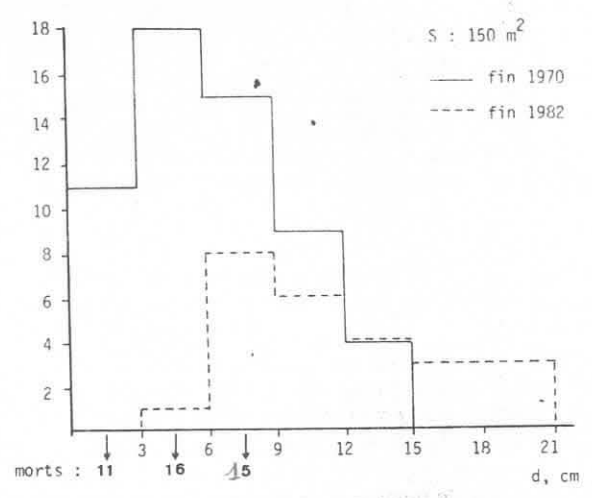


FIG. 5. — Évolution en 12 ans du nombre de tiges d'un gaulis et de leur répartition selon leur diamètre à 1,30 m.

annuelle de 4,7 %. Ce processus d'élimination se poursuit au stade de perchis dont la figure 6 A donne un exemple avec un taux moyen de 1,65 % établi sur 16 ans. Pendant cette phase de compétition, aucun individu nouveau n'est apparu depuis la fermeture de la clairière originelle.

L'indice de recouvrement des couronnes, rapport de leur projection verticale à la surface de sol correspondante, diminue avec la croissance du peuplement, passant de plus de 2 en gaulis jeune à 1,5 en gaulis âgé. Par contre, l'indice de surface foliaire s'élève rapidement avec l'augmentation de la hauteur des couronnes pour atteindre une valeur proche de 8 dans le gaulis âgé, puis diminue jusque vers 6,5 dans la futaie.

Quelques grandes trouées ont été refermées par des espèces intolérantes à l'ombrage (LEMÉE, 1985) : ce sont à la Tillaie le frêne *(Fraxinus excelsior L.)* et au Gros-Fouteau le bouleau *(Betula verrucosa* Ehrh.*)*, le pin silvestre *(Pinus silvestris* L.*)*, le chêne *(Quercus petraea* Liebl.*)*. Hormis le chêne, ce sont des espèces à forte capacité de dispersion et à croissance rapide, mais dont la longévité est plus faible que celle du hêtre. Ce dernier, seul ou avec le charme, édifiant un sous-étage continu, les espèces « opportunistes » n'ouvrent pas de clairières à leur mort. Leur établissement est exceptionnel : ceux actuellement existants datent de 40-50 ans. Leur origine allogène est soulignée par leur localisation au voisinage des lisières.

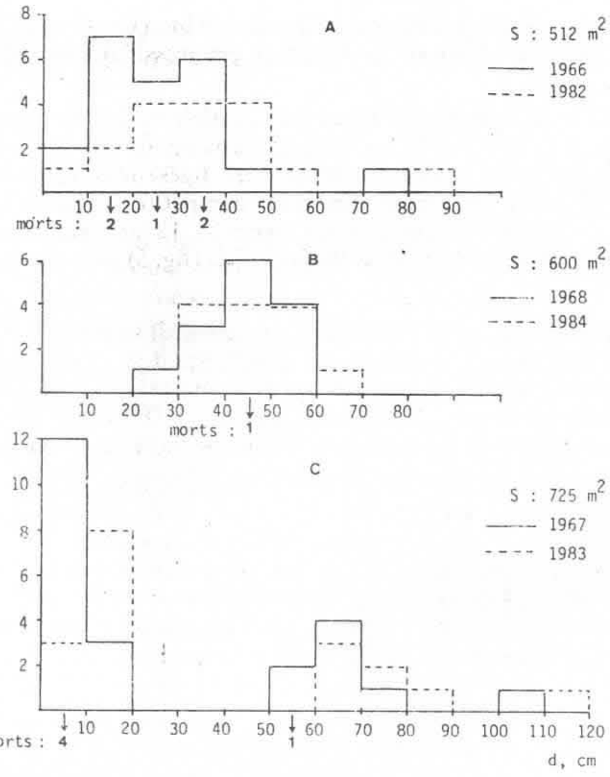


FIG. 6. — Évolution en 16 ans du nombre et de la répartition en classes de diamètre de 10 cm des individus de populations d'âge croissant : *A*, perchis; *B*, transition perchis-futaie; *C*, vieille futaie.

4) *Phase de constitution d'un sous-étage* (futaie)

Entre 100 et 180 ans environ, le taux de mortalité observé était réduit à 0,4 % en l'absence de tempêtes destructrices pour remonter à 0,8 % dans la tranche d'âges de 180 à 240 ans (fig. 7).

Au passage du haut perchis à la futaie jeune, l'établissement de nouvelles générations de hêtres est encore absent (fig. 6 B). Il apparaît au cours du stade de futaie, où l'interception du rayonnement est moins importante avec l'abaissement de l'indice de couronne, peu supérieur à 1, et de l'indice foliaire, stabilisé à 6-6,5. La figure 2 donne un exemple de la constitution du sous-étage.

5) *Phase dégénérative et ouverture de la canopée*

Deux modalités interviennent dans la mort des arbres dominants.

1° Des arbres meurent sur pied à la suite d'une phase « dégénérative » selon l'expression de WATT (1947), qui se caractérise par la mort de grosses branches, le faible accroissement annuel, l'apparition sur le tronc de carpophores de champignons lignivores (JACQUIOT, 1978). Au-dessus d'un diamètre de 80 cm, qui correspond à un âge moyen de 250 ans, la plupart des hêtres entrent dans cette phase terminale,

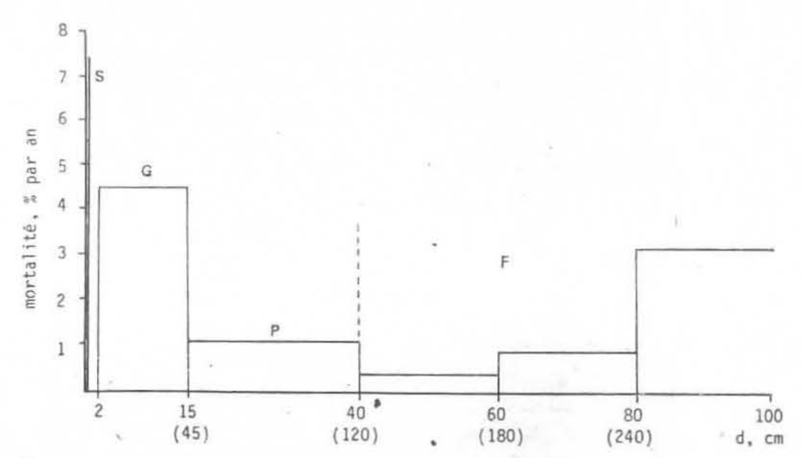


FIG. 7. — Taux annuel de mortalité du hêtre aux stades successifs de croissance : *S*, semis de première année; *G*, gaulis; *P*, perchis; *F*, futaie. Entre parenthèses, âge moyen au passage d'une phase à l'autre.

avec un taux de mortalité annuelle moyen d'environ 3 % (fig. 7). Le chêne, de plus grande longévité, n'a perdu en 18 ans que 14 arbres sur 176 d'un diamètre supérieur à 80 cm (LEMÉE, 1987 *b*), soit 0,44 %.

2° La mort par déracinement (chablis) ou cassure du tronc (volis) d'arbres dominants généralement sains intervient épisodiquement sous l'action de forts coups de vent. Les tempêtes de 1967 abattirent 112 arbres dans la Tillaie (98 chablis et 14 volis) et 60 au Gros-Fouteau (52 chablis et 8 volis), soit respectivement une moyenne de 4,2 et 2,7 arbres par hectare (FAILLE *et al.*, 1984 *a*).

Relation durée/surface des phases de la vie des populations

Un système équilibré présente une proportionnalité entre la durée du passage des peuplements dans chaque phase et la surface respective couverte par ces phases. Le gaulis ($d \leq 12{,}5$ cm) représentant environ les 40 premières années en peuplement fermé et le perchis (d entre 12,5 et 32,5 cm) les 45 années suivantes, la surface couverte par la futaie (fig. 8), dans l'hypothèse d'un équilibre âge/surface, atteindrait une durée de vie moyenne de 200 ans à la Tillaie et de 300 ans au Gros-Fouteau, ce qui pour la Tillaie correspond assez bien à la longévité du hêtre. La plus grande surface relative de la futaie au Gros-Fouteau peut être attribuée à la quantité encore importante de chênes âgés dont la longévité est sensiblement plus grande que celle du hêtre (LEMÉE, 1987 *b*) et à la sensibilité moindre aux vents violents générateurs de chablis, mais on peut aussi faire l'hypothèse d'un déséquilibre entre les stades successifs en faveur de la futaie en concordance avec la répartition des arbres en classes de diamètre décrite plus haut.

III. — ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE ET DE LA PRODUCTIVITÉ DU PEUPLEMENT

1) *Biomasse et productivité ligneuse aérienne*

La biomasse des jeunes tiges du gaulis découvert s'ajuste à une fonction puissance du diamètre d à 130 cm :

$$B = 0{,}717\, d^{2,36} \qquad (r^2 = 0{,}985)$$

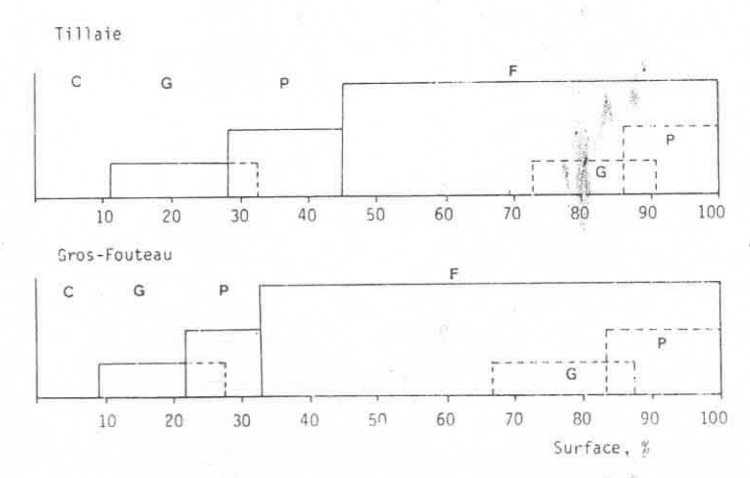


FIG. 8. — Surface respective des stades successifs du peuplement de la Tillaie (1968) et du Gros-Fouteau (1971) : *C*, clairières nues ou à jeune peuplement ouvert; *G*, gaulis; *P*, perchis; *F*, futaie. Les surfaces de gaulis dominé sous perchis ou futaie et de perchis sous futaie sont figurées en tirets.

L'estimation de la biomasse des arbres du haut perchis et de la futaie a été établie par mesure volumétrique selon la méthode de Pressler et transformation en biomasse par l'intermédiaire de la densité spécifique (voir BOUCHON, BÉDÉNEAU & LEMÉE *in* LEMÉE, 1978).

L'accroissement annuel, mesuré par l'augmentation du diamètre annuel moyen sur une période de 16 ans, est très variable suivant les individus comme le montre la figure 9 où l'on observe à tous les stades une grande dispersion des valeurs selon qu'ils sont en situation dominante ou plus ou moins dominée et, pour les plus vieux

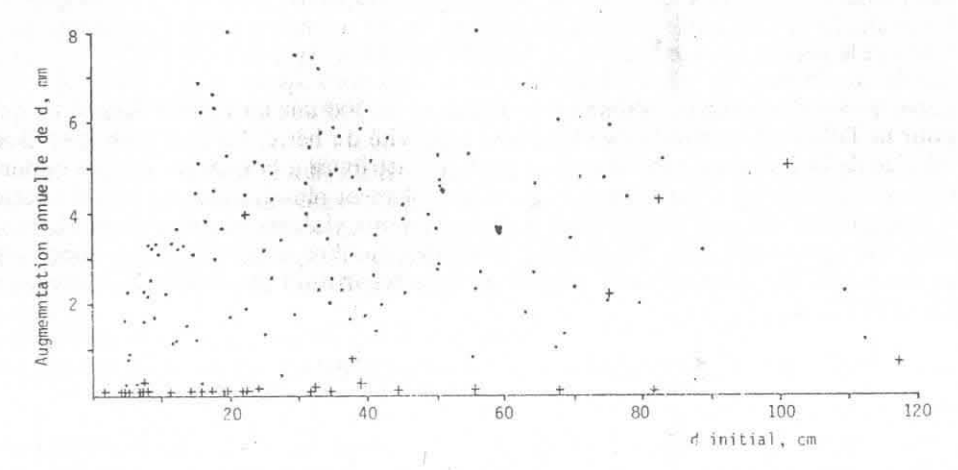


FIG. 9. — Augmentation annuelle moyenne en 16 ans du diamètre à 1,30 m de 142 individus de diamètre initial différent. Les croix figurent l'accroissement annuel de hêtres morts au cours de cette période.

arbres, selon leur état de sénescence. Les valeurs maximales atteignent une moyenne de 7 à 8 mm par an pour des arbres de diamètre compris entre 20 et 60 cm. Les accroissements inférieurs à 1 mm annoncent la mort à brève échéance.

L'accroissement du diamètre des tiges dominantes avec l'âge répond, au stade de gaulis, à une fonction puissance (LEMÉE, 1987 *a*). Aux stades de perchis et de futaie, elle est assimilable à une droite (fig. 10) répondant à l'équation suivante :

$$Age = 3,5\, d_{cm} + 7.$$

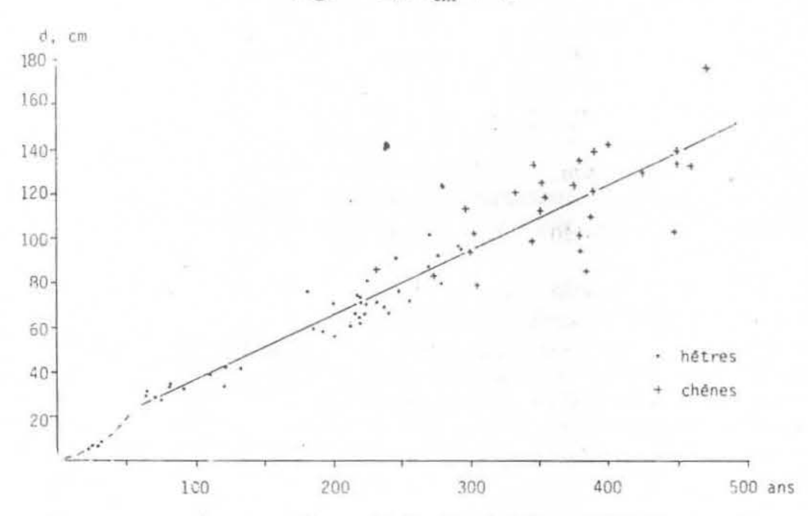


FIG. 10. — Relation entre l'âge et le diamètre à 1,30 m de hêtres et de chênes en situation dominante dans le peuplement.

On remarque que le chêne, représenté par des individus souvent plus âgés, se situe dans le prolongement de la droite correspondant au hêtre.

Au niveau des populations, l'augmentation de la surface terrière est tempérée par la mortalité. Au stade de gaulis, la figure 11 montre même une légère baisse de celle-ci en 1973 coïncidant avec une mortalité plus élevée et en 1976, année très sèche pendant laquelle le faible accroissement ne compensa pas la mortalité.

Le tableau III montre l'évolution de la densité et des surfaces terrières de surfaces permanentes d'âges différents : cette dernière augmente d'une valeur très comparable avec cependant un maximum au stade de perchis, dont il conviendrait de vérifier la constance. Cette augmentation représente pour le stade de gaulis un accroissement moyen de 3 à 4 kg/100 m^2 et par an en même temps que la productivité relative, rapport de l'accroissement annuel à la biomasse, diminue de 7 % jusqu'à 3 % environ. Un gaulis en surface entièrement découverte hors des réserves (ex. 1 du tableau III) montre, pour un âge moyen identique et un taux de mortalité semblable, une densité, une surface terrière et une biomasse plus élevées que celles des gaulis en clairière des réserves (ex. 2) où ils sont plus ou moins ombragés.

2) *Biomasse foliaire*

La biomasse foliaire augmente rapidement dans les jeunes populations où elle atteint 350 g/m^2 dans un gaulis d'âge moyen de 27 ans avec un indice de surface

TABLEAU III. — *Évolution de la densité et de la surface terrière de surfaces permanentes d'âge croissant.*

N°	Surface m²	Age moyen initial	Densité initiale/ha	Surface terrière, g m²/ha		Augmentation annuelle moy. de g m²/ha
				1973	1983	
1	100	30	5 700	23	27	0,40
				1970	1982	
2	150	30	3 800	15,1	19,8	0,39
				1966	1982	
3	512	60-70	415	27,7	38,3	0,53
				1968	1984	
4	600	130-150	233	35,1	42	0,43
				1967	1983	
5	725	220-250	100	46,2	53	0,42

1 : Gaulis non ombragé d'une parcelle proche de la Tillaie (n° 730).
2 : Gaulis ombragé par la futaie environnante (fig. 11).
3 : Perchis avec un grand hêtre de futaie (fig. 6, *A*).
4 : Futaie jeune (fig. 6, *B*).
5 : Futaie âgée (fig. 6, *C*).

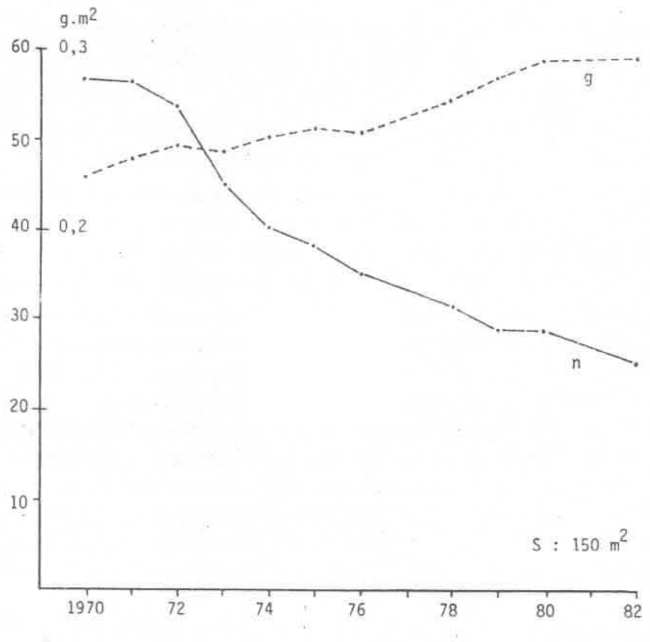


FIG. 11. — Évolution en 12 ans du nombre de tiges, *n*, et de la surface terrière, *g*, sur une surface de gaulis de 150 m².

foliaire de 8. Au stade de futaie, la production foliaire est en moyenne de 306 g/m² avec un indice de surface foliaire de 6,9 (6,55 en excluant les pétioles) (LEMÉE & BICHAUT, 1971; LEMÉE, 1978).

3) *Biomasse morte (nécromasse)*

La nécromasse ligneuse est à son maximum au stade de clairière. Une évaluation volumétrique sur deux surfaces de 1 ha à la Tillaie a conduit KOOP & HILGEN (1987) à une moyenne de 3 m³ par are. Au stade de gaulis, cette nécromasse en décomposition représente encore environ 1,5 m³ par are. Les gros troncs de hêtre morts disparaissant, selon KOOP (1981), après environ 30 ans, les troncs morts rencontrés dans les perchis et futaies sont morts sur pied ou tombés à partir de clairières proches; ils représenteraient sur les deux mêmes surfaces de 1 ha un volume moyen de 1 m³ par are dans le perchis et inférieur à 0,5 m³ par are dans la futaie. Les « menus bois » morts, de diamètre inférieur à 7 cm, sont les plus abondants dans le gaulis où ils sont produits par l'élagage et par les tiges mortes; ils y représentent en moyenne 32,7 kg/are. Dans la futaie, ils représentent en moyenne 20 kg/are avec des variations importantes (LEMÉE, 1978).

La litière foliaire et herbacée (horizons holorganiques *F* et *L*) des clairières est très variable en nature et quantité, ce qui contribue à diversifier l'évolution de l'horizon humifère. Les feuilles du hêtre peuvent y être minoritaires par rapport à celles des Graminées, de la ronce ou du *Pteridium aquilinum*. Mais dès que le peuplement de hêtres est refermé, ses feuilles assurent seules l'apport de litière non ligneuse jusqu'au stade de futaie où une strate herbacée réapparaît. La charge maximum est à la fin de l'automne avec une moyenne de 100 kg/are.

DISCUSSION

Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau offrent un cas de biosystème en état d'équilibre dynamique ou « état stationnaire » qui caractérise les stades terminaux d'évolution. Le stade terminal atteint ici depuis plusieurs siècles a permis de mettre en évidence les caractères structuraux et fonctionnels qui assurent cette permanence.

1) En chaque point de la surface la structure temporelle passe par une *évolution cyclique* qui est le cycle vital de l'espèce qu'il porte, ici presque partout le hêtre. Les ouvertures, point de départ de la sylvigenèse, passent par une phase d'attente, puis d'établissement des semis jusqu'à ce qu'elles soient entièrement refermées; ensuite s'ouvre une longue phase d'exclusion de tiges par compétition (gaulis et perchis) suivie d'une phase de stabilisation pendant laquelle un sous-étage apparaît (futaie) et enfin de sénescence où la mort d'une partie de la biomasse n'est plus compensée par sa production et prélude à la réouverture de la canopée. Des phases cycliques analogues ont été décrites dans les hêtraies anglaises par WATT (1947) sous les termes de « gap, building, mature, degenerate »; dans la forêt climacique japonaise à *Fagus crenata*, proche de notre *Fagus silvatica*, NAKASHIZUKA (1984 *b*) distingua de même les phases de recrutement, d'éclaircie naturelle; de maturité-stabilité; dans la forêt nord-américaine, OLIVER (1980-1981) distingua les stades successifs d'initiation, d'exclusion des tiges, de réinitiation de l'étage inférieur, d'arbres âgés.

En l'absence de perturbations, la durée de ce cycle est à Fontainebleau celle de la vie du hêtre, soit 250 à 300 ans. Ce schéma peut être modifié : 1° par une interruption au stade de futaie par des chutes d'arbres sous l'effet de coups de vent;

2° par un rajeunissement dû à la libération de tiges au stade de gaulis ou de perchis à la suite de la mort d'arbres de futaie qui les réprimaient; 3° par un blocage de l'installation des semis dans des clairières colonisées par des héliophytes à couverture dense d'origine autochtone *(Pteridium aquilinum, Rubus)* ou allochtone *(Brachypodium pinnatum, Calamagrostis epigeios)* (FAILLE *et al.*, 1984 *b*).

2) Sur l'ensemble de leur surface, les réserves sont constituées par une *mosaïque* répétitive d'unités structurales à un stade différent de l'évolution cyclique. Cette mosaïque, qui se modifie de façon continue, a été reconnue dans de nombreuses forêts primaires ou depuis longtemps inexploitées. Il semble que la première observation en soit due à COOPER (1913) qui décrivait la forêt de l'Isle Royale dans le lac Supérieur comme « a mosaic or patchwork which is in a state of constant change ».

En l'absence de perturbations, l'équilibre s'établit entre la surface respective des différentes phases. On peut alors appliquer à cet équilibre structural la qualification d' « état stationnaire en mosaïque mobile » selon BORMANN & LIKENS (1979). Il est caractérisé par les propriétés suivantes : 1° les fermetures compensent, sur une période de plusieurs années, les ouvertures nouvelles; 2° la surface totale de chacun des stades successifs, clairières-gaulis-perchis-futaies, est constante et proportionnelle à leur durée de vie.

Après les chablis importants causés par la tempête de 1967, l'équilibre entre ouvertures nouvelles et fermetures de clairières n'était pas encore retrouvé en 1980-1981 (FAILLE *et al.*, 1984 *b*). Cependant les stades boisés successifs occupaient en 1968 à la Tillaie et en 1971 au Gros-Fouteau une surface relative assez proche de leur durée (fig. 8) bien que les surfaces cartographiées, de 26,7 ha à la Tillaie et de 17 ha au Gros-Fouteau, soient considérées comme inférieures à celle qui est nécessaire pour assurer la coexistence équilibrée de ces stades. En effet, KOOP (1981) a calculé une surface minimum de 40 ha pour une chênaie-hêtraie du *Quercion robori-petraeae* sur sols podzolisés et KORPEL (1982) une surface minimum de 30 ha pour une hêtraie du *Fagetalia* sur sols lessivés. Ce sont ces deux types de groupements qui constituent nos réserves.

3) Une forêt non exploitée est soumise à des adversités d'origine exogène ou endogène qui l'éloignent plus ou moins de son état d'équilibre. Ces perturbations sont définies par leur *intervalle de récurrence*, temps moyen entre deux événements successifs, et leur *magnitude* dans laquelle VITOUSEK & WHITE (1981) distinguent l'*intensité*, dans le cas présent la vitesse du vent, et la *sévérité* qui est l'impact sur la communauté, ici le nombre d'arbres abattus. Entre 1938 et 1984, l'intervalle de récurrence des coups de vent atteignant à Fontainebleau une vitesse supérieure à 100 km/heure est de 2 ans (DOIGNON, 1968 et renseignements inédits). Depuis 1963, la sévérité n'a été importante qu'en 1967 avec des chutes de 4,2 arbres de futaie par hectare à la Tillaie et de 2,7 au Gros-Fouteau. Mais l'existence de plusieurs grandes surfaces de gaulis à la Tillaie est l'indice du passage de tempêtes sévères aux environs des années 30.

La sensibilité aux coups de vent est inégale sur la surface des réserves. Ceux de 1967 ont provoqué à la Tillaie des trouées importantes près de la bordure sud, largement exposée aux rafales, et dans le périmètre des sols podzolisés; ces deux zones portaient de grands arbres isolés ou en peuplements plus ou moins ouverts, donc sensibles aux vents forts. Un inventaire des chablis récents et anciens fait par KOOP & HILGEN (1987) sur un hectare sur sol lessivé et un hectare sur sol podzolisé a cependant décelé pour ces trois derniers siècles, durée observable des microreliefs de chablis, une quantité très semblable de ceux-ci, soit 102 dans le premier

et 94 dans le second, en même temps qu'une inversion du nombre de chablis pendant cette période, qui correspond à la durée de vie maximum d'une population de hêtres.

4) On a décrit l'évolution du *taux de mortalité* dans des peuplements forestiers selon deux expressions mathématiques : une exponentielle négative, qui implique un taux de mortalité constant (loi de Liocourt), ou une fonction puissance, qui exprime un taux de mortalité décroissant avec l'âge (REINECKE, 1933; HETT & LOUCKS, 1976). C'est ce second modèle qui s'applique à nos réserves (fig. 7) où le taux de mortalité annuel diminue depuis le stade initial cotylédonaire (env. 20 %) jusqu'à 0,5 % entre 120 et 180 ans, la compétition ayant disparu. Il remonte ensuite sous l'effet du dépérissement. GOFF & WEST (1975) établirent une courbe semblable dans une forêt non exploitée du Wisconsin. Dans la forêt de *Fagus crenata* au Japon, NAKASHIZUKA (1983, 1984 *a* et *b*) constata de même une mortalité moyenne annuelle de 5 % pendant les 16 premières années, comme dans nos gaulis jeunes, puis diminuant jusqu'à 70-80 ans pour devenir à peu près constante.

Au niveau de l'ensemble du peuplement de chacune des réserves, la *répartition des diamètres* à 1,30 m ne répond pas à la fonction exponentielle idéale des futaies jardinées (loi de Liocourt), les déviations n'étant pas semblables entre les deux réserves (fig. 3 et 4). La chute des effectifs autour de 60 cm à la Tillaie et au-dessous de 35 cm au Gros-Fouteau, à environ 80 ans d'intervalle, rend très improbable une ancienne adversité qui n'aurait touché que la Tillaie. Par contre, ces différences sont en faveur d'une cause biologique commune : le déficit actuel en jeunes tiges du Gros-Fouteau, en relation avec une plus grande extension de la futaie, défavorable à la régénération, préfigurerait le déficit plus ancien de la Tillaie. La cause de ces ondulations non synchrones reste hypothétique, mais on peut supposer qu'elles remontent à l'époque où la chênaie médiévale fut abandonnée et livrée à l'envahissement rapide par le hêtre, ce qui représente seulement deux à trois générations de celui-ci. La plus grande abondance de vieux chênes au Gros-Fouteau (LEMÉE, 1987 *b*) est l'indication d'un établissement plus récent de la hêtraie dans cette réserve.

5) De nombreux auteurs comme ODUM (1969), WHITTAKER (1975), VITOUSEK & REINERS (1975), BORMANN & LIKENS (1979), caractérisent l'état permanent par la *constance de la biomasse totale* (vivante + morte), ce qui implique que la fixation de carbone par la production photosynthétique brute équilibre l'ensemble des libérations de carbone par respiration. Ceci suppose une surface comprenant un nombre d'unités structurales représentatif de l'état moyen. A l'échelle d'une unité structurale, la biomasse vivante augmente en effet de la clairière à la futaie jusqu'à ce que la mort par sénescence, déracinement ou cassure du tronc introduise progressivement ou brutalement dans les chaînes de décomposition la masse de matière végétale accumulée. Les dégradations respiratoires l'emportent alors sur l'accumulation photosynthétique jusqu'à ce que l'établissement d'un jeune peuplement de gaulis inverse la tendance.

A l'échelle des réserves entières, l'équilibre dynamique entre accumulation et pertes de carbone oscille en fait autour de valeurs moyennes avec des décrochements brusques lorsque passe une tempête destructrice. Après la forte tempête de 1967, la biomasse aérienne vivante était estimée à 230 tonnes/ha à la Tillaie et 245 au Gros-Fouteau (BOUCHON *et al.*, *in* LEMÉE, 1978); cette adversité avait détruit respectivement 15 tonnes/ha et 10 tonnes/ha, ce qui représente seulement 6,5 % et 4 % de la biomasse vivante.

L'ensemble de ces observations montre que les réserves subissent des déviations de l'état stationnaire de nature diverse :

— perturbations aléatoires par passages de forts coups de vent;

— irrégularité de la répartition des effectifs par classes de diamètre, sans doute liées au caractère récent de la substitution de la hêtraie à une chênaie, 5 ou 6 siècles ne représentant que deux à trois générations de hêtres;

— la disparition progressive de vieux chênes descendants de la forêt médiévale.

La comparaison entre les deux réserves envisagées globalement montre que la Tillaie présente des oscillations de plus grande amplitude de sa structure spatio-temporelle que le Gros-Fouteau : les ouvertures par chablis et cassures y sont plus importantes sous l'effet de l'exposition au vent des faces ouest et sud ainsi que d'une surcharge en gros arbres plus ou moins isolés. Les différences structurales semblent avoir pour origine une ancienneté plus grande à la Tillaie qu'au Gros-Fouteau de l'établissement de la domination du hêtre sur le chêne; dans ce cas, la structure régulière actuelle du Gros-Fouteau évoluerait vers une structure semblable à celle de la Tillaie alors qu'inversement la structure de la Tillaie deviendrait régulière dans une centaine d'années.

Une conséquence de la réalisation des rotations cycliques par le hêtre seul est la lenteur de la fermeture des clairières, soumise aux aléas de bonnes faînées, de la pression des prédateurs et du risque de concurrence d'herbes héliophytes sociales (FAILLE *et al.*, 1984 *b*). Il n'en est pas de même de la hêtraie japonaise où des espèces intolérantes à l'ombrage s'établissent immédiatement dans les vides en même temps que des semis du hêtre (PETERS, 1985), à l'exception des hêtraies littorales où des peuplements de *Sasa kurilensis*, un bambou nain, inhibent la régénération du hêtre (NAKASHIZUKA & NUMATA, 1982). Quant à la forêt feuillue nord-américaine, sa richesse en espèces de tolérance échelonnée à l'ombrage (SPURR & BARNES, 1980) lui assure une fermeture rapide des vides suivie de successions jusqu'à des peuplements stables des essences tolérantes dont le *Fagus grandifolia* est un des composants.

L'ensemble de ces observations sur la hêtraie naturelle de Fontainebleau montre que si le concept clementsien du climax comme état final parfaitement stable d'une succession se révèle quelque peu irréaliste, on ne peut non plus considérer celui-ci comme « une spéculation purement théorique » (SPURR & BARNES, 1980). Ainsi la hêtraie naturelle de Fontainebleau présente des oscillations autour d'un état moyen et des vestiges de la chênaie anthropogène qu'elle a remplacée. Les oscillations sont des pertes de biomasse vivante par ouvertures dans la futaie aux passages de tempêtes, suivies d'un retour à l'ordre antérieur après quelques décades. Quant aux survivances de la chênaie, elles consistent en la présence décroissante de chênes et en irrégularités dans les effectifs selon les classes de diamètre. Ces faits montrent que l'équilibre climacique n'est pas encore entièrement atteint.

BIBLIOGRAPHIE

BACHACOU J., BOUCHON J. & TOMIMURA S., 1979. — Études structurales en forêt par les techniques de morphologie mathématique. *Œcol. plant.*, 14, 205-217.

BIDAUD J. & BÉDÉNEAU M., 1971. — Carte du peuplement ligneux du Gros-Fouteau, forêt de Fontainebleau, parcelle 277. Éd. Labor. d'Écol. vég., Univ. Paris-Sud, Orsay.

BORMANN F. H. & LIKENS G. E., 1979. — *Pattern and process in a forested ecosystem.* Springer-Verlag, New York, 253 p.

BOUCHON J., FAILLE A., LEMÉE G., ROBIN A. M. & SCHMITT A., 1973. — Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau. Éd. Labor. d'Écol. vég., Univ. Paris-Sud, Orsay, 10 p. + 3 cartes.

COOPER W. S., 1913. — The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. *Bot. Gaz.*, **55**, 1-44.

DOIGNON P., 1968. — Répertoire des tempêtes observées depuis 30 ans à Fontainebleau. *Bull. Assoc. Natur. Vallée du Loing*, **44**, 9-10, 99-102.

FAILLE A., LEMÉE G. & PONTAILLER J. Y., 1984 *a*. — Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). I. Origine et état actuel des ouvertures. *Acta Œcol., Œcol. gener.*, **5**, 35-51.

FAILLE A., LEMÉE G. & PONTAILLER J. Y., 1984 *b*. — Dynamique des clairières d'une forêt inexploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). II. Fermeture des clairières actuelles. *Acta Œcol., Œcol. gener.*, **5**, 181-199.

FRANQUEL O. H. & SOULE M. E., 1981. — *Conservation and Evolution.* Cambridge Univ. Press, Cambridge.

GOFF F. G. & WEST D., 1975. — Canopy understory interaction effects on forest population structure. *Forest Sci.*, **21**, 98-108.

HETT J. M. & LOUCKS O. L., 1976. — Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *J. of Ecol.*, **64**, 1029-1044.

JACQUIOT C., 1978. — *Écologie des Champignons forestiers.* Gauthier-Villars éd., Paris, 94 p.

KOOP H., 1981. — Vegetatiestruuctuur en dynamick van twee natuurliuke bossen: het Neunburger en Hasbrucker Urwald. *Versl. Landbouwkd. Onderz.*, 904. Pudoc, Wageningen, 112 p. (english summary).

KOOP H. & HILGEN P., 1987. — Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech *(Fagus sylvatica)* stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecol. and Management*, **20**, 135-150.

KORPEL S., 1982. — Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forests in Slovakia. *Acta Fac. Forest.*, **24**, 9-31.

LEIBUNDGUT H., 1982. — *Europäische Urwälder der Bergstufe.* P. Haupt, Berne et Stuttgart, 306 p.

LEMÉE G., 1966. — Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **113**, 308-323.

LEMÉE G., 1978. — La hêtraie naturelle de Fontainebleau. In: *Structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres* (Problèmes d'Écologie), Masson, Paris, 75-128.

LEMÉE G., 1985. — Rôle des arbres intolérants à l'ombrage dans la dynamique d'une hêtraie naturelle (forêt de Fontainebleau). *Acta Œcol., Œcol. plant.*, **6** (20), 3-20.

LEMÉE G., 1987 *a*. — Dynamique de fermeture par régénération et évolution morphométrique du hêtre dans les vides d'une forêt non exploitée (réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau). *Bull. d'Écol.*, **18**, 1-11.

LEMÉE G., 1987 *b*. — Les populations de chênes *(Quercus petraea* Liebl.*)* des réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau en forêt de Fontainebleau : structure, démographie, évolution. *Rev. d'Écol. (Terre et Vie)*, **42**, 329-355.

LEMÉE G. & BICHAUT N., 1971. — Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. I. Production de litière et apport au sol d'éléments minéraux majeurs. *Œcol. plant.*, **6**, 133-150.

MARBEAU J. P., 1973. — Une application de la morphologie mathématique : étude structurale d'un peuplement en régénération. *Biométrie I. N. R. A.*, Nancy, doc. 73/3, 37 p. + annexes.

MEYER H. A., 1949. — Sur la construction des tarifs de cubage. *Rev. forest. française*, 168-171.

NAKASHIZUKA T., 1983. — Regeneration process of climax beech *(Fagus crenata* Blume*)* forests. III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps. *Jap. J. Ecol.*, **33**, 409-418.

NAKASHIZUKA T., 1984 *a*. — Regeneration process of climax beech *(Fagus crenata* Blume*)* forests. IV. Gap formation. *Jap. J. Ecol.*, **34**, 75-85.

NAKASHIZUKA T., 1984 *b*. — Regeneration process of climax beech *(Fagus crenata* Blume*)* forests. V. Population dynamics of beech in a regeneration process. *Jap. J. Ecol.*, **34**, 411-419.

NAKASHIZUKA T. & NUMATA M., 1982. — Regeneration process of climatic beech *(Fagus crenata*

Blume) forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa*. *Jap. J. Ecol.*, **32**, 57-67.
ODUM E. P., 1969. — The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.
OLIVER C. D., 1980-1981. — Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecol. and Management*, **3**, 153-168.
PARDÉ J., 1961. — *Dendrométrie*. Éc. nat. Eaux et Forêts, Nancy, 350 p.
PETERS R., 1985. — *Japanese beech forest*. M. Sci. Thesis, Dept. of Sylvic., Wageningen Agric. Univ., 81 p.
REINECKE L. H., 1933. — Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. agric. Res.*, **46**, 627-638.
SPURR S. H. & BARNES B. V., 1980. — *Forest Ecology*, 3rd Ed. John Wiley & Sons, New York, 687 p.
VITOUSEK P. M. & REINERS W. A., 1975. — Ecosystem succession and nutrient retention: A hypothesis. *BioScience*, **25**, 376-381.
VITOUSEK P. M. & WHITE P. S., 1981. — Process studies in Succession. In: D. C. WEST, H. H. SHUGART & D. B. BOTKIN (eds.), *Forest Succession*, Springer-Verlag, New York, 267-276.
VYSKOT M., 1978. — Tschechoslowakische Urwaldreste als Lehrobjekte. *Allg. Forstzeitschr.*, **24**.
WATT A. S., 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. of Ecol.*, **35**, 1-22.
WHITTAKER R. H., 1975. — *Communities and Ecosystems*, 2nd ed. Mac Millan, New York, 385 p.
WOODS K. O. & WHITTAKER R. H., 1981. — Canopy-Understory interaction and the internal dynamics of mature hardwood and hemlock-hardwood forest. In: D. C. WEST, H. H. SHUGART & D. B. BOTKIN (eds.), *Forest succession, Concepts and application*, Springer-Verlag, New York 305-323.